

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



**Pavla Vašíčková**

Sociální organizace a komunikace koloňů se zaměřením na rod *Rousettus*

Social organization and communication of flying foxes  
focused on the genus *Rousettus*

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Helena Jahelková, Ph.D.

Praha, 2011

## **PROHLÁŠENÍ:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10.8.2011

.....

Pavla Vašíčková

## **PODĚKOVÁNÍ:**

Ráda bych zde poděkovala své školitelce Mgr. Heleně Jahelkové, Ph.D. za její neuvěřitelnou trpělivost, neutuchající nadšení pro celou práci a v neposlední řadě za cenné rady a připomínky.

## ABSTRAKT

V rámci čeledi kaloňovitých (Pteropodidae) rozlišujeme různé typy sociálních uskupení v závislosti na druhu. Reprodukční aktivita kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*) závisí na zeměpisné šířce, kdy v mírnějších šířkách má tendenci být sezónně monoestrický, směrem na jih jsou jedinci méně synchronní. Březost trvá u tohoto druhu asi čtyři měsíce a ve většině případů se rodí jedno mládě, o něž se matka stará. Tento druh kaloně nejčastěji osidluje jeskyně, přičemž zde mohou společně žít tisíce jedinců. Kaloňovití se orientují na rostlinnou potravu, kterou si vybírají dle mnoha kritérií. Zástupci rodu *Rousettus* patří ke generalistům a v jejich jídelníčku jsou zastoupeny dřeviny i byliny, u nichž konzumují plody, květy, nektar, pyl, výhonky a listy. Byli též pozorováni při požívání brouků z čeledi Scarabidae. Kaloni rodu *Rousettus* vynikají tím, že se orientují pomocí echolokace. Vysílají krátké širokopásmové signály prostřednictvím vibrací jazyka, jejichž délka se pohybuje v rozmezí 50–100  $\mu$ s. Způsobem produkce signálů se mimo jiné odlišují od ostatních letouních čeledí. Z hlediska komunikace je klíčový také čich a zrak. Čich je pro kaloně důležitý hlavně při vzájemném rozpoznávání se mezi jedinci, obzvláště mezi matkou a mláďetem, při vyhledávání potravy a orientaci v úkrytu. Zrak prostřednictvím výrazně vyvinutých očí usnadňuje orientaci, navigaci a nalézání potravy.

Tato bakalářská práce na základě literární rešerše nabízí obecný přehled sociálních organizací, potravní a úkrytové ekologie a souhrn způsobů komunikace kaloňů čeledi Pteropodidae, přičemž se specializuje na rod *Rousettus*.

**Klíčová slova:** Pteropodidae, *Rousettus*, komunikace, chování, kaloň.

## ABSTRACT

Within the family Pteropodidae there are different types of social systems, depending on the species. Reproductive activity of Egyptian fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*) is based on the latitude, when in milder latitudes individuals tend to be seasonally monoestry, southerly living individuals are less synchronous. Gestation lasts about four months and in most cases one young is born and mother cares about it. Egyptian fruit bats often inhabit caves, while there may live thousands of individuals and even more together. Pteropodidae are focused on plant food, which they choose according to the many criteria. Members of the genus *Rousettus* belong to the food generalists and their diet includes trees and herbs, from which they consume fruits, flowers, nectar, pollen, shoots and leaves. They were also observed by eating beetles of the family Scarabidae. Flying foxes of the genus *Rousettus* are special, because they orient by echolocation. They emit short broadband signals through the vibration of the language, whose length ranges from 50-100  $\mu$ s. From other chiropteran families they differ through the way of production the signals. In addition to echolocation senses of smell and sight are key in terms of communication. The smell is important mainly in attracting a partner, for mutual recognition between individuals, particularly between mother and young, for foraging and orientation in roosts. Vision through significant developed eyes facilitates orientation, navigation and finding food.

This thesis based on literature research provides a general overview of social organizations, dietary and roosting ecology and a summary of communication of flying foxes within the family Pteropodidae, which specializes in the genus *Rousettus*.

**Key words:** Pteropodidae, *Rousettus*, communication, behaviour, flying fox.

# OBSAH

|   |           |
|---|-----------|
| <b>ABSTRAKT.....</b>  | <b>4</b>  |
| <b>ABSTRACT.....</b>  | <b>5</b>  |
| <b>OBSAH.....</b>   | <b>6</b>  |
| <b>1. ÚVOD.....</b>   | <b>7</b>  |
| <b>2. CHARAKTERISTIKA TAXONU.....</b>                         | <b>8</b>  |
| 2.1. Čeleď Pteropodidae.....                                  | 9         |
| 2.2. Rod Rousettus.....                                       | 10        |
| <b>3. POTRAVNÍ STRATEGIE.....</b>                             | <b>11</b> |
| <b>4. ÚKRYTOVÉ STRATEGIE.....</b>                             | <b>16</b> |
| <b>5. SOCIÁLNÍ ORGANIZACE.....</b>                            | <b>18</b> |
| 5.1. Modely reprodukční aktivity.....                         | 18        |
| 5.2. Model noční aktivity.....                                | 19        |
| 5.3. Páříci systémy.....                                      | 20        |
| 5.3. Struktura kolonií a vztahy mezi jedinci.....             | 21        |
| 5.3.1. Hierarchická uspořádání.....                           | 21        |
| 5.3.2. Strategie a etologie vybraných druhů kaloňovitých..... | 22        |
| <b>6. KOMUNIKACE.....</b>                                     | <b>27</b> |
| 6.1. Echolokace a akustická komunikace.....                   | 27        |
| 6.2. Vizuální komunikace.....                                 | 32        |
| 6.3. Olfaktorická komunikace.....                             | 33        |
| <b>7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....</b>                      | <b>35</b> |

# 1. ÚVOD

Společně s ptáky jsou letouni (Chiroptera) jedinými žijícími obratlovci, kteří jsou schopni aktivního letu. Orientování se z velké části pomocí echolokace jim umožnilo ovládnout noční oblohu. Čeleď kaloňovití (Pteropodidae) se od dalších zástupců letounů liší zejména těmito znaky: kaloňovití mají ucho jednoduché, celistvé a tragus není nikdy vytvořen, ocasní blána chybí nebo je redukována, ocas většinou rovněž. Na druhém prstě přední končetiny mají dráp a v srsti je přítomna podsada. Kaloňovití nedokáží hibernovat. Echolokace se v rámci kaloňovitých vyvinula pouze u rodů *Rousettus* a *Eonycteris* a je odlišná též způsobem produkce echolokačních signálů. Zatímco kaloni se orientují víceméně striktně na rostlinnou potravu, v jídelníčku netopýřích čeledí skupiny Vespertilioniformes najdeme převážně hmyz a drobné obratlovce (Altringham, 1996; Horáček, 1986). Rozmanitost letounů se neomezuje jen na jejich morfologii, schopnosti využívat různé ekologické niky, ale také na jejich chování a životní strategie.

Hlavním účelem této práce je na základě dostupné odborné literatury popsat sociální strategie kaloňů se zaměřením na rod *Rousettus*, shrnout možnosti komunikace mezi jedinci a popsat prostředky a mechanismy, které jsou typické pro daný typ dorozumívání. Se sociálním životem kaloňů rodu *Rousettus* souvisí též jejich potravní a úkrytové strategie, jimiž se práce zabývá ve své první části. V minulosti byl taxonomický název kaloni používán pro podřád Megachiroptera (Horáček, 1986). Ve své práci tento název též používám, nicméně zde je jím myšlena čeleď kaloňovití (Pteropodidae).

## 2. CHARAKTERISTIKA TAXONU

Letouni (Chiroptera) jsou druhým nejpočetnějším a také nejvíce rozmanitým savčím řádem. Řád se tradičně taxonomicky dělil do dvou podřádů: kaloni (Megachiroptera) s jedinou čeledí, kaloňovití (Pteropodidae), a netopýři (Microchiroptera) s 18 čeleděmi (Nowak, 1999). Dnes se na základě fylogenetických studií dělí letouni na skupiny Pteropodiformes (Yinpterochiroptera) obsahující čeledi Pteropodidae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Megadermatidae, Craseonycteridae a Rhinopomatidae; a Vespertilioniformes (Yangochiroptera), která zahrnuje všechny zbývající čeledi sdružené do tří nadčeledí Emballonuroidea, Noctilionoidea a Vespertilionoidea (Teeling et al., 2005).

Asociace letounů a primátů (Primates) se datuje od roku 1758, kdy Carl Linnaeus poté, co prostudoval kaloně (Pteropodidae), klasifikoval letouny jako primáty (Altringham, 1996). Následně byli letouni zařazeni do samostatného řádu a společně s primáty, tanami (Scandentia) a letuchami (Dermoptera) vytvořily nadřád Archonta (Adkins & Honeycutt, 1991). Souvislost mezi letouny a primáty mezi prvními vyzdvihovali autoři Smith a Madkour (1980), kteří poukázali na to, že kaloni sdílí s primáty určité morfologické znaky na penisu, které ovšem u netopýřů nelze najít. Na základě toho usoudili, že řád letouni (Chiroptera) je difyletický, to jest, že bývalý podřád kaloni (Megachiroptera) se vyvinul z primátů, zatímco bývalý podřád netopýři (Microchiroptera) měl jiného předka, a to hmyzožravce. Tato hypotéza byla podpořena otištěním článku v časopisu Science, kde Pettigrew (1986) ukazuje, že kaloni sdílí mnoho odvozených znaků týkajících se organizace mozku s primáty, konkrétně charakter nervových spojů mezi středním mozkem a buňkami sítnice oka.

Nicméně současné molekulární a morfologické důkazy difyletickou teorii nepodporují. Podle fylogenetických studií je řád letouni (Chiroptera) monofyletickým taxonem a tedy aktivní let se u savců v evoluci vyvinul pouze jednou (Adkins & Honeycutt, 1991; Nowak, 1999). Další výzkumy na poli fylogeneze a získání kompletního letouního mitochondriálního genomu (Pumo et al., 1998) přesvědčivě řadí podřád letouni do skupiny Laurasiatheria (vedle šelem, velryb, krtků, koní a mravenečníků) a nepodporují tak příbuznost s primáty, tanami a letuchami, jak se původně předpokládalo (Novacek, 1992).



## 2.1. Čeleď Pteropodidae

Kaloni (Pteropodidae) se vyskytují v oblasti tropů Starého světa, subtropů Afriky, jižní Asie a Austrálie a dále na ostrovech v Indickém a západním Tichém oceánu. Samotná čeleď kaloňovití (Pteropodidae) se dělila do čtyř podčeledí: Pteropodinae, Macroglossinae, Harpyionycterinae a Nyctymeninae (Nowak, 1999). Současný stav vnitřní taxonomie kaloňovitých (Pteropodidae) založený na genetických analýzách shrnuje ve své bakalářské práci Marešová (2009). Ve srovnání s genetickou analýzou se většina interpretací založených na morfologických datech ukázala jako chybná, a proto došlo v průběhu posledních deseti let v rozdělení čeledi Pteropodidae ke změnám. Zatímco na existenci hlavních afrických skupin, obsahujících podskupiny Myonycterinae a Epomophorinae, se shodla řada autorů, pozice biogeograficky sousedících rodů jako jsou např. *Rousettus* a *Eonycteris* není jednoznačná (Juste et al., 1999). Uskupení rodů *Nyctimene* + *Melonycteris*, *Dobsonia* + *Aprotes*, *Macroglossus* + *Syconycteris*, *Acerdon* + *Pteropus*, *Cynopterus*, *Eidolon* a *Pteralopex* jako samostatných větví je podporováno mnoha studiemi. Na základě řady studií se čeleď Pteropodidae člení do dvou skupin. První obsahuje rody již tradičně zařazené do tribu Cynopterinae: *Cynopterus*, *Megaerops* (bez *Myonycteris*), *Nyctimene* a *Paranyctimene*. Druhá skupina obsahuje zbytek čeledi: větve rodů *Pteropus* a *Rousettus*. V současnosti čeleď Pteropodidae zahrnuje 42 rodů s přibližně 173 druhy.

Délka hlavy a těla dospělého zvířete se liší druh od druhu, nicméně uvádí se v rozmezí 40–500 mm. Mají-li vytvořen ocas, bývá většinou krátký nebo ve formě rudimentu. Váha dospělého jedince se pohybuje přibližně od 15 g do 1,5 kg (Nowak, 1999). Ačkoli převažuje obecně jednotvárný odstín hnědé barvy srsti, někteří jedinci mohou být vzorovaní a jasně barevní (Altringham, 1996). Všichni členové čeledi Pteropodidae, vyjma rodů *Dobsonia*, *Eonycteris*, *Notonycteris* a *Neonycteris*, mají kromě drápu na palci také vytvořen dráp na druhém prstu. Ušní boltec je protažený, jeho okraj vytváří celistvý kruh, a tudíž u těchto zvířat nenacházíme tragus. Dominantním smyslem je zrak. Zástupci čeledi Pteropodidae disponují velkýma očima, které jim umožňují dobře se orientovat zejména v noci. Na echolokaci mohou z celé čeledi spoléhat pouze rody *Rousettus* a *Eonycteris* (Gould, 1988). Tito jedinci se vedle výborného zraku orientují pomocí ultrazvukových signálů. Rod *Rousettus* je produkuje pomocí vibrací jazyka a vydává je během letu (Roberts, 1975), zatímco rod *Eonycteris* je vytváří máváním křídel (Gould, 1988). Většina druhů využívá jako úkrytiště koruny stromů nebo jeskyně, přičemž jejich kolonie mohou čítat až několik tisíc jedinců. Naopak některé druhy, zejména drobnějších kaloňů, visí v malých skupinkách či samostatně (Altringham,

1996). Tato zvířata jsou aktivní hlavně večer a v noci, nicméně byla pozorována při letu i ve dne (Nowak, 1999). Jejich úkryty mohou být od zdroje potravy vzdáleny až 50 km, není proto neobvyklé, že kolonie odlétá za potravou ještě před setměním. Některé druhy sezónně migrují a řídí se plodným obdobím konkrétních druhů rostlin (Altringham, 1996).

## 2.2. Rod *Rousettus*

Rod *Rousettus* je zastoupen devíti druhy : *R. aegyptiacus*, *R. obliviosus*, *R. madagascariensis*, *R. amplexicaudatus*, *R. spinalutus*, *R. leschenaulti*, *R. lanosus*, *R. celebensis* a *R. angolensis*. Celková délka se pohybuje mezi 95-177 mm a jeho ocas je přibližně 10-22 mm dlouhý. Délka předloktí dosahuje 65-102 mm (tab. 1).

**Tab. 1. Přehled druhů rodu *Rousettus***

| Druhové jméno  | Rozšíření   | Délka předloktí (mm) | Váha (g) | Citace   |
|--|---|----------------------|----------|--|
| <i>R. aegyptiacus</i>                                    | Turecko, Kypr, Egypt, Subsaharská Afrika                  | 81-102               | 71-150   | Nowak (1999)<br>Karataş et al. (2003)<br>Kwieceński & Griffiths (1999) |
| <i>R. obliviosus</i>                                     | Komorské ostrovy  | 70-75                | 44       | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. madagascariensis</i>                               | nížinné lesy Madagaskaru                                  | 65-76                | -        | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. amplexicaudatus</i>                                | jihovýchodní Asie, Indonésie, Filipíny, Nová Guinea       | 66-91                | 54-75    | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. spinalutus</i>                                     | sever Sumatry a Bornea                                    | 79-89                | -        | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. leschenaulti</i>                                   | j jižní Asie, jihovýchodní Čína, Sumatra                  | 75-96                | 45-106   | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. lanosus</i> (podrod <i>Stenonycteris</i> )         | Súdán, severovýchod Zairu, Keňa, Uganda, Rwanda, Tanzanie | 84-92                | -        | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. celebensis</i>                                     | ostrov Celebes a okolí                                    | 67-83                | -        | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |
| <i>R. angolensis</i> ( <i>Lissonycteris angolensis</i> ) | Senegal, Keňa, jih Angoly a Zimbabwe                      | 66-84                | -        | Nowak (1999)<br>Kwieceński & Griffiths (1999)                          |

Samci jsou obecně větší než samice. Zástupci tohoto rodu, zejména samci, mají na přední části krku a po jeho stranách pachové žlázy, jejichž výměšky barví srst v těchto oblastech u dospělých jedinců do žlutohněda. Nejméně u dvou druhů, *R. amplexicaudatus* a *R. leschenaulti*, najdeme světlý límec krátkých chlupů. Nicméně ve většině případů jsou koloni rodu *Rousettus* nevýrazného, uniformního vzhledu. Tito koloni osidlují starobylé hrobky, chrámy, skalní štěrbiny, datlové plantáže, ale nejčastěji je nacházíme v jeskyních

(Nowak, 1999). Bylo zjištěno, že v jedné kolonii kaloně *R. leschenaulti* může být až 2000 jedinců bez jakékoli separace za základě pohlaví. Ještě větší skupiny vytváří druh *R. aegyptiacus*, jehož kolonie se skládají ze 7000-9000 individuí (Nowak, 1999), ale příležitostně, je-li počet jedinců nízký, může viset i samostatně (Hadjisterkotis, 2006). McFarlane a Lundberg (2009) pozorovali kolonii kaloně egyptského v Národním parku Mt. Elgon v Keni, kde napočítali 22 000 jedinců. Jeho 7 poddruhů najdeme v oblasti od východního Mediteránu až po jižní Pákistán a Afriku (Kwiecinski & Griffiths, 1999).

### 3. POTRAVNÍ STRATEGIE

Potrava letounů je velice různorodá, a tudíž u tohoto řádu rozlišujeme mnoho potravních strategií: insektivorii, karnivorii (drobní hlodavci, ptáci, ještěrky, žáby a jiné druhy letounů), piscivorii, sanguivorii (konzumace krve) a herbivorii. Sociální život letounů a jejich potravní strategie spolu úzce souvisí. Je třeba si uvědomit, že ne všechna prostředí jsou bohatá na potravu a že např. herbivorní druhy jsou omezeny plodícím obdobím rostlin a samozřejmě podnebím, ve kterém žijí. Tam, kde nejsou zdroje snadno dostupné, si musí jedinci hlídat svá loviště a jejich populační hustota může kolísat. Odlišná bude též jejich sociální organizace, kdy budou upřednostňovat solitérní způsob života před koloniálním.

Čeled' kaloňovití (Pteropodidae) je orientována na rostlinnou potravu. Živí se zejména rostlinnými plody, výhonky, pupeny, květy, listy. Celá řada těchto převážně plodožravých letounů zařazuje do svého jídelníčku také květní nektar a pyl, nicméně u nich představuje spíše doplňkovou složku potravy, narozdíl od čistě nektarivorních druhů se speciálními morfologickými adaptacemi. Byli pozorováni i jedinci, kteří konzumovali drobné větve, kůru stromů a šišky. V potravě kaloňů bylo zjištěno nejméně 188 druhů krytosemenných rostlin, v nichž převládají zejména trubačovité (Bignoniaceae), myrtovité (Myrtaceae), bavlníkovité (Bombacaceae), arekovité (Palmae), ledvinovnickovité (Anacardiaceae) a saporilovité (Sapotaceae) (Marshall, 1983). Podobně jako v jiných skupinách, vyvinula se i u letounů řada úprav trávicího traktu. Nejvýraznějším posunem je změna délky trávicího traktu. Délka střeva frugivorních jedinců je více než dvojnásobná vůči délce těla a též žaludek nabral větších rozměrů. U nektarivorních letounů dochází k dalšímu prodloužení střeva a jejich žaludek je naopak velmi redukován (Horáček, 1986).

Kaloni čeledi Pteropodidae si rostlinné zdroje potravy vybírají dle určitých kritérií. Jejich oblíbené ovocné plody jsou obvykle charakteristické silným a intenzivním aroma, jednotvárným zbarvením, výraznou velikostí, množstvím větších semen a měkkou dužinou, která má sladkou i kyselou příchut'. Tyto plody většinou i přes svou zralost zůstávají viset na stromě, nejsou obklopeny listovím a nachází se často na vybíhajících stopkách apod. Květy, které letouni preferují, se vyznačují výraznou, obvykle bílou, někdy temně rudou barvou, tvarem mohou připomínat zvonek. Květy jsou typické produkcí nektaru a pylu a příležitostně vytvářejí masité listeny. Vykvétají v noci a jejich obvyklá životnost je pouze jedna noc. Stejně jako plody nejsou tyto květy obklopeny listovím (Horáček, 1986; Marshall, 1983).

Rozlišují se čtyři typy rostlinožravosti – plodožravost (frugivorie), pyložravost (palynovorie), konzumování květního nektaru (nektarivorie) a listů (folivorie). Plodožravost je výhodná zejména díky bohaté nabídce a snadné dostupnosti, ale ve srovnání s živočišnou potravou je mnohem chudší na živiny (Horáček, 1986). Jedinci živící se hlavně ovocem trpí nedostatkem bílkovin, vápníku, fosforu, vitamínu D (Buckland-Wright & Pye, 1973). S. E. Courts (1998) na základě svých výzkumů zjistil, že 21 z 43 druhů kaloňovitých (Pteropodidae) se živí ovocnými plody 136 rostlinných druhů, květy 97 rostlinných druhů a listy 25 rostlinných druhů. Mezi kaloni najdeme jak potravní specialisty, kteří jsou úzce specializovaní jen na některé druhy potravy, tak potravní generalisty, kteří využívají široký okruh potravních zdrojů.

Zástupci rodu *Rousettus* se řadí ke generalistům. Z rozboru potravy u osmi druhů rodu *Rousettus* bylo zjištěno, že využívají 16 rodů krytosemenných rostlin jako zdroj květů, pylu a nektaru, 25 rodů jako zdroj ovocných plodů a 2 rody jako zdroj listů (Marshall, 1983). Údaje o potravě kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus leachi*) z Jihoafrické republiky jsou kusé a jde víceméně o nahodilá pozorování (Herzig-Straschil & Robinson, 1978; Barclay et al. 2006). Nejvíce údajů o mediteránním poddruhu (*R. aegyptiacus aegyptiacus*) pochází z Izraele, kde je tento druh hojný a je považován za škůdce ovocných plantáží (Korine et al., 1999). Zimní období v středomořských podmínkách je typické nedostatkem potravy a kaloňům je k dispozici pouze několik druhů pěstovaných rostlin, zejména karob (*Ceratonia siliqua*) a opadavá dřevina zederach hladký (*Melia azedarach*). Naopak v jarním a letním období si tyto kaloni vybírají z několika druhů rodu *Ficus* a celé řady dalších rostlin, u nichž preferují zejména plody (Korine et al., 1998). Poznatky o potravě tohoto poddruhu doplňují dále údaje z Turecka a Kypru (tab.1). Kaloň egyptský konzumuje též listy a to zejména u fíkovníku posvátného (*Ficus religiosa*) a u dřeviny *Balanites wilsoniana*, z jejíž listů vysává tekutinu (Kunz & Ingalls, 1994). Někteří vědci se domnívají, že listy rostliny zarděnice

(*Erythrina*) by mohly obsahovat jeden nebo více alkaloidů, které jsou pro kaloně *Rousettus aegyptiacus* důležité (Kunz & Ingalls, 1994).

**Tab. 2. Rostlinné druhy zastoupené v potravě kaloně egyptského (*R. aegyptiacus*).**

P = plod, L = list, PZ = pylová zrna; J = jaro, L = léto, P = podzim, Z = zima, \* hlavně v létě

| Druh rostliny                    | Část rostliny | Roční období | Lokalita              | Citace                            |
|----------------------------------|---------------|--------------|-----------------------|-----------------------------------|
| <i>Acokanthera oppositifolia</i> | P             | L            | Jihoafrická republika | Herzig-Straschil & Robinson, 1978 |
| <i>Arbutus andrachne</i>         | P             | Z            | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Asimina</i>                   | P             | P            | -                     | Kwiecinski & Griffiths, 1999      |
| <i>Balenites wilsoniana</i>      | L             | -            | -                     | Kunz & Ingalls, 1994              |
| <i>Cassine crocea</i>            | P             | L            | Jihoafrická republika | Herzig-Straschil & Robinson, 1978 |
| <i>Ceratonia siliqua</i>         | P             | Z            | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Citrus sp.</i>                | P             | P - Z        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Diospyros kaki</i>            | P             | P - Z        | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ekebergia capensis</i>        | P             | L            | Jihoafrická republika | Herzig-Straschil & Robinson, 1978 |
| <i>Eriobotrya japonica</i>       | P             | J            | Izrael, Turecko, Kypr | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Erythrina</i>                 | L             | -            | -                     | Kunz & Ingalls, 1994              |
| <i>Eugenia uniflora</i>          | P             | J            | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ficus carica</i>              | P             | L - P        | Izrael, Turecko, Kypr | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ficus elastica</i>            | P             | P - Z        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Ficus microcarpa</i>          | P             | celý rok*    | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ficus religiosa</i>           | L             | P - Z        | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ficus rubiginosa</i>          | P             | L - P        | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Ficus sur</i>                 | P             | -            | Jihoafrická republika | Barclay et al., 2006              |
| <i>Ficus sycomorus</i>           | P             | J - L        | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Lantana sp.</i>               | PZ            | L - P        | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Litchi</i>                    | P             | L - P        | -                     | Kwiecinski & Griffiths, 1999      |
| <i>Malus sp.</i>                 | P             | J - P        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |

| Druh rostliny                 | Část rostliny | Roční období | Lokalita              | Citace                            |
|-------------------------------|---------------|--------------|-----------------------|-----------------------------------|
| <i>Mangifera</i>              | P             | -            | -                     | Kwiecinski & Griffiths, 1999      |
| <i>Melia azederach</i>        | P             | Z            | Izrael, Turecko, Kypr | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Mespilus</i>               | P             | -            | -                     | Kwiecinski & Griffiths, 1999      |
| <i>Morus nigra</i>            | P             | J            | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Musa</i>                   | P             | -            | -                     | Kwiecinski & Griffiths, 1999      |
| <i>Phoenix dactylifera</i>    | P             | L - P        | Izrael, Kypr          | Korine, Izhaki & Arad, 1999       |
| <i>Prunus persica</i>         | P             | L            | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Prunus sp.</i> (meruňka)   | P             | J - L        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Prunus sp.</i> (švestka)   | P             | J            | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Prunus sp.</i> (třešeň)    | P             | J            | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Punica granatum</i>        | P             | L - P        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Viscum obscurum</i>        | P             | L            | Jihoafrická republika | Herzig-Straschil & Robinson, 1978 |
| <i>Vitis vinifera</i>         | P             | L - P        | Turecko               | Albayrak et al., 2008             |
| <i>Ziziphus spina-christi</i> | P             | -            | Izrael                | Korine, Izhaki & Arad, 1998       |

Rozšiřování semen, zejména ovocných druhů rostlin, může být ovlivněno chováním, fyziologií a morfologií rostlinožravých letounů. Konkrétně způsobem manipulace s potravou, jejím zpracováním a délkou trávení, která ovlivňuje životaschopnost semen (Rowell & Mitchell, 1991). Při konzumaci ovocných plodů polykají kaloni pouze šťávu a dřev. Má-li plod na povrchu slupku, kaloň ji oloupe a kousky dužiny ukousne nebo odlomí pomocí silného jazyka. Při manipulaci s ovocem si jedinec pomáhá zadní nohou. V ústech kaloň potravu rozžvýká a šťávu vymačká tak, že sousta přimáčkne pomocí jazyku k ústnímu patru. Z dužiny tak zbudou pouze vlákna a některá semena, která zvíře vyplivuje koutkem úst. Jedinci mají prostorný žaludek a trávení je rychlé, trvá cca 20-40 minut. Proto mohou kaloni za noc zpracovat velké množství potravy a vstřebat do těla dostatečnou dávku bílkovin (Marshall, 1983). V Izraeli je *R. aegyptiacus* jediným rostlinožravým letounem, jeho hlavní potravou zde je ovoce a podílí se tedy na rozšiřování semen rostlin (Korine, Izhaki & Arad, 1998). Velká semena rostlin rohovníku obecného (*Ceratonia siliqua*), mišpule japonské (*Eriobotrya japonica*), datlovníku pravého (*Phoenix dactylifera*), dřeviny cicimek trn Kristův (*Ziziphus spina-christi*) a zederahu hladkého (*Melia azedarach*) byla zvířetem pouze vyplivnuta, zatímco malá semena (vážící méně než 4 mg) rostlin fíkovníku smokvoně (*Ficus carica*), moruše černé (*Morus nigra*) a planiky hladké (*Arbutus andrachne*) byla buď vyplivována, nebo prošla trávicím traktem zvířete a byla nalezena ve výkalech (Korine, Izhaki

& Arad, 1998). Podobně tomu bylo i u lepkavých semen jmelí (*Viscum obscurum*) (Herzig-Straschil & Robinson, 1978). Je také nutné podotknout, že téměř celé 20. století byl kaloň egyptský na území Kypru považován za zemědělského škůdce. Příslušné vládní úřady proto nařídili rozsáhlé snížení populace těchto kaloňů, což bohužel málem vedlo až k jeho vyhubení v oblasti Kypru (Hadjisterkotis, 2006).

Je otázkou, zda se zástupci rodu *Rousettus* příležitostně živí i hmyzem. Dříve se totiž vědci domnívali, že hmyz byl letouny sežrán omylem společně s rostlinou, na níž zrovna spočíval (Marshall, 1983). Nyní je však hmyz považován za důležitou složku potravy rostlinožravých forem, zejména echolokujících netopýrů z čeledi listonosovití (Phyllostomatidae) (Willig et al., 1993). *Rousettus aegyptiacus* byl pozorován v Jihoafrické republice, jak sbírá brouky *Pachnoda sinuata* z čeledi Scarabidae. Tito kaloni se živili převážně plody stromu *Ficus sur* a vědci sbírali jejich trus pod stromy, kde zvířata odpočívala, brouky *Pachnoda sinuata* ze stromů, kde kaloni viseli, a rovněž i fíky. V broucích a ovocných plodech zjišťovali obsah vápníku. Následně odchytili dvě dospělé samice a nabídli jim tyto brouky zavěšené na vlákně tak, aby viseli ze stropu. Kromě toho zvířata také krmili ručně ovocem. Poté vrátili obě samičky zpět do jejich přírodního obydlí. Vědci vypožadovali konzumaci brouků až u 43 jedinců. S brouky i s fíky manipulovali kaloni stejným způsobem. Potravu si vždy přidržovali jednou nohou na svém břiše, zatímco za druhou nohu viseli. Pokusy ukázaly, že hmotnost brouka a fíky byla téměř shodná, rozdílný byl obsah vody, kde dominovali brouci. Fíkus obsahoval zhruba 12x více vápníku než brouk. Odchycené samičky kaloňů nereagovaly na zavěšené brouky, nabízené kousky banánu a datlí z ruky přijímaly, ale živé brouky takto nabízené odmítaly (Barclay et al., 2006). Možným vysvětlením, proč kaloni *R. aegyptiacus* konzumují brouky *Pachnoda sinuata* je fakt, že tyto brouci by mohli sloužit jako zdroj bílkovin pro zvířata, která přijímají potravu chudou na proteiny (Thomas, 1984; Herrera et al., 2001).

Díky svému generalismu a relativně nízkým nárokům je kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*) jedním z nejběžnějších druhů kaloňů chovaných v zoologických zahradách, výzkumných laboratořích a vzdělávacích zařízeních (Barnard, 2009). Poskytovaná potrava zahrnuje různé druhy ovoce, např. banány, jablka, hrozny, fíky, datle, broskve, švestky, avokádo, bobule, citrusy, svatojánský chleba (plody rostliny *Ceratonia siliqua*) a plody dřeviny *Eriobotria japonica* (van der Westhuyzen, 1976; Izhaki et al., 1995), ale také zeleniny, např. zelí, okurky, papriky. Ošetřovatelé jim navíc podávají doplňky stravy, aby tak zajistili dostatečný a vyvážený příjem živin (van der Westhuyzen, 1976). V pražské ZOO byli

ošetřovateli pozorování také kaloni, kteří si přinášeli listy z vedlejšího pavilonu do svého úkrytu.

## 4. ÚKRYTOVÉ STRATEGIE

Úkrytové strategie mají vliv na lokální i globální distribuci, denzitu, hledání potravy, pářicí strategie, sociální uskupení, sezónní migrace a dokonce i na morfologii a fyziologii letounů. Úkryty jsou pro letouny extrémně důležitým zdrojem. Poskytují jim ochranu před nepříznivým počasím, ochranu před predátory, lepší příležitosti k páření a kvalitnější mateřskou péči. Jedinci využívající stabilních úkrytů, jako jsou např. jeskyně, jsou často velmi věrní svému stanovišti, žijí zde po mnoho let a generací, a tudíž vytvářejí velmi stabilní a početné kolonie. Krátkodobá a dočasná místa úkrytů, např. v korunách stromů nebo v palmových listech, průběžně střídají, nicméně jedinci, kteří jich využívají, bývají věrní konkrétní lokaci. Na tomto typu stanovišť žijí solitérní či malé skupiny (Altringham, 1996).

Nejstabilnějším a dlouhodobým typem úkrytu jsou jeskyně, které slouží mnoha druhům temperátních letounů pouze jako jejich zimoviště, v teplejších oblastech zde tvoří i početné mateřské kolonie. Jen některé z jeskyní, které jsou v přírodě k nalezení, nabízejí letounům vhodné mikroklima (Altringham, 1996). Mikroklima bývá navzdory denním výkyvům teplot poměrně stálé, nicméně vždy je poněkud chladnější. Pro letouny, kteří zde žijí, je nezbytné udržovat dostatečnou tělesnou teplotu pomocí sociální termogeneze, tedy vytvářením kolonií (Horáček, 1986). Některé jeskyně mohou poskytovat úkryt i statisícovým a miliónovým koloniím, např. 500 000 jedinců u netopýra hnědošedého (*Myotis grisescens*) v USA (Tuttle, 1976) či 20 miliónům jedinců tadaridy guánové (*Tadarida brasiliensis*) (Altringham, 1996) nebo smíšeným vícedruhovým koloniím až 800 000 jedinců čtyř druhů z čeledi Mormoopidae (Bateman & Vaughan, 1974). Některé druhy, zejména temperátní, vyměnily jeskyně za synatropní úkryty z důvodu velmi nízkých teplot v jeskynních útvech. Příkladem je netopýr velký (*Myotis myotis*) (Anděra & Horáček, 2005). Kaloni z čeledi Pteropodidae využívají jeskyně jen zřídka a hlouběji do těchto jeskynních útvarů zalétává jen několik málo druhů. U nich se pak vyvinul nový systém echolokace, např. u kaloně jeskynního (*Eonycteris spelaea*) produkujícího zvuky křídly či u rodu *Rousettus*, jehož zástupci vibrují jazykem (Gould, 1988; Altringham, 1996).



Tropičtí netopýři mohou využívat také dutiny ve stočených mladých listech banánovníků a palem nebo dutiny v bambusových stoncích a řada z nich se ukrývá přímo v listoví či na kmenech stromů (Horáček, 1986). Některé druhy letounů dokáží listy i další části rostlin přetvořit v strukturu připomínající stan, který jim následně slouží jako úkryt (Chaverri & Kunz, 2006). Tato úkrytová strategie byla popsána nejméně u 20 druhů, z nichž většina náleží do čeledi Phyllostomidae, dále do čeledi Pteropodidae (*Cynopterus sphinx* [Balasingh et al., 1995]), a jeden druh do čeledi Vespertilionidae (Kunz & McCracken 1996, Tan *et al.* 1997, Foster, 1992). Druh kaloně skvrnitokřídleho (*Balionycteris maculata*) je zajímavý tím, že za svá hnízdiště si vybírá mimo jiné i mraveniště, termitiště a kořenové systémy epifytních rostlin (Hodgkison et al., 2003a).

A. G. Marshall (1983) nashromáždil informace o hlavních úkrytových strategiích u 44 rodů kaloňovitých (Pteropodidae) a zjistil, že: 6 rodů žije v jeskyních (temných jeskyních, skalních převisích, dutých stromech) v počtu deseti až tisíců jedinců; 4 rody obývají stromy ve skupinách čítajících desítky a tisíce zvířat; 16 rodů visí na stromech jednotlivě nebo v malých roztroušených skupinách; u 18 rodů nejsou úkrytové strategie známy. Je pravděpodobné, že velká většina těchto rodů, jejichž úkryty neznáme, žije jednotlivě nebo v malých skupinách ve stromech. U vysoce společenských druhů obývajících trvalé úkryty, např. jeskyně, je věrnost konkrétnímu úkrytu vysoká; např. u zástupců rodů *Eonycteris*, *Notopterus* a *Rousettus* jsou jeskyně obývány po mnoho let (Wickler & Seibt, 1976, Marshall, 1983).

Kaloně egyptský (*Rousettus aegyptiacus*) během dne obvykle sídlí ve vlhkých jeskyních, využívá také hrobky, doly, opuštěné budovy a vojenské bunkry (Kulzer, 1958). Velikost kolonie se pohybuje od několika desítek po několik tisíc jedinců. V úkrytech tyto kalony visí nahloučeni v klastrech, které vytváří všude tam, kde najdou vhodná místa. Často mezi sebou bojují o nejtemnější místo v jeskyni, což může do jisté míry snižovat velikost populace (Herzig-Straschil & Robinson, 1978). Na rozdíl od ostatních druhů kaloňovitých běžně nevisí na stromech. Ty používají většinou jako odpočinková místa v průběhu noci, kde konzumují přinesenou potravu (Izhaki et al., 1995; Albayrak et al., 2008). Kaloně egyptský často sdílí své obydlí i s jinými letouny, např. z čeledí Emballonuridae, Hipposideridae, Rhinolophidae a Vespertilionidae, nicméně i v takovýchto uskupeních se drží spíše stranou a visí samostatně (Herzig-Straschil & Robinson, 1978; Karataş et al., 2003).

## 5. SOCIÁLNÍ ORGANIZACE

Reprodukční systémy se značně liší v rámci druhu a také tím, do jaké míry je systém ovlivňován faktory životního prostředí. Rozlišujeme uspořádání celoročně stálé a uspořádání sezónně cyklické (Horáček, 1986). Příkladem prvního typu je kaloň skvrnitokřídlý (*Balionycteris maculata*), který žije v tropickém pásu a díky stabilním klimatickým podmínkám v průběhu celého roku si může dovolit vytvářet harémy (Hodgkison et al., 2003). Naopak je tomu u druhého typu uspořádání. Zde můžeme jmenovat letouny obývajících temperátní zóny, kde dochází ke střídání ročních období, reprodukční sezóna je tak velmi krátká a projevuje se zde vytváření pářících uskupení. Takovým příkladem vytvářejícím uskupení s mnoha samci je netopýr hnědavý (*Myotis lucifugus*) (Thomas et al., 1979). Letouni jsou typickými K-stratégi, ve většině případů se rodí jedno mládě (Horáček, 1986).

V rámci čeledi kaloňovitých (Pteropodidae) rozlišujeme různé typy sociálních uskupení. Solitérně nebo ve skupinách tvořených pouze samicemi s mláďaty hnízdí např. kaloň dlouhojazyčný (*Megaloglossus woermanni*) (Nowak, 1999). Jedince žijící v párech zastupuje kaloň samojský (*Pteropus samoensis*), u něhož je dvojice tvořena samcem a samicí (Nowak, 1999). Kaloň krátkonosý (*Cynopterus sphinx*) reprezentuje typ sociálního uspořádání s jedním samcem a jednou nebo více dospělými samicemi (Storz et al., 2000). Mnoho druhů kaloňů, např. kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*), kaloň plavý (*Eidolon helvum*), kaloň malajský (*Pteropus vampyrus*), vytváří obvykle uskupení s více než tisícem jedinců obou pohlaví, zatímco kaloň Wahlbergův (*Epomophorus wahlbergi*) dává přednost menším heterosexuálním skupinám, kde pohromadě hnízdí 3-100 zvířat (Nowak, 1999; Wickler & Seibt, 1976).

### 5.1. Modely reprodukční aktivity

Reprodukční systémy se u afrických druhů kaloňovitých (Pteropodidae) vytvořily jako adaptace na lokální geoklimatické podmínky (Kwiecinski & Griffiths, 1999). Také v tropech se vytvořila vnitropopulační synchronizace rozmnožovacích cyklů jako reakce na vyšší úmrtnost mláďat v období sucha. Podle počtu reprodukčních cyklů během roku rozlišujeme samice polyestrické a monoestrické. Celá řada tropických kaloňů je charakteristická bimodálním (sezónním) polyestrismem, neboli odchovem dvou generací mláďat za sezónu, jež je umožněn poporodní říjí po prvním reprodukčním cyklu. Příkladem je rod *Rousettus*, *Epomophorus*, *Hypsignathus*, *Cynopterus* atd. S monoestrismem se setkáváme u kaloňů bez

poporodní říje, např. u kaloně plavého (*Eidolon helvum*) a kaloně pobřežního (*Pteropus hypomelanus*) (Horáček, 1986).

U kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*) nalezneme cyklické a acyklické rozmnožovací systémy, dle zeměpisné šířky (Kwiecinski & Griffiths, 1999). V mírnějších zeměpisných šířkách má tendenci být sezónně monoestrický, zatímco směrem na jih je daleko méně synchronní (Bernard & Cumming, 1997). Jedinci žijící v zeměpisných šířkách jihu Egypta mají dvě různá období rozmnožování oddělená krátkou periodou. První období začíná dubnem a končí srpnem, zatímco druhé období běží od října do února (Okia, 1987). V oblasti Egypta probíhá páření po celý rok, v Jihoafrické republice od června do září. Co se týče spermatogeneze, u jedinců žijících v Egyptě se spermie tvoří během celého roku, přičemž průměr semenotvorných kanálků je největší v květnu a nejmenší v prosinci. V JAR probíhá spermatogeneze taktéž celoročně s nejvyššími hodnotami v květnu (Madkour et al., 1983). Ve volné přírodě je samice kaloně egyptského březí po dobu čtyř měsíců, v zajetí 105-107 dnů (Kulzer, 1958). Samice tohoto druhu rodí obvykle jedno mládě, nicméně byla zaznamenána i dvojčata (Herzig-Straschil & Robinson, 1978). Během porodu jsou nejprve uvolněny přední končetiny mláděte, poté zadní. Novorozenec visí na matčině břiše a během několika minut se přisaje k jedné prsní bradavce, přičemž ozubené čelisti mu pomáhají se nepustit. Ostré drápy na zadních končetinách slouží mláděti k udržení se na matčině těle (Kulzer, 1958). Matka své mládě intenzivně olizuje (Kwiecinski & Griffiths, 1999). Mláďata se rodí slepá, se složenými ušima. Jsou téměř holá, výjimku tvoří jemné osrstění hlavy a hřbetu. Zhruba po deseti dnech juvenilové otevírají oči a napřimují se jim uši (Kulzer, 1958). Laktace u samice *R. aegyptiacus* obývajících Egypt trvá 70 dní, v JAR cca 60 dní, u zvířat v zajetí asi šest týdnů (Kulzer, 1958).

## 5.2. Model noční aktivity

Modely noční aktivity byly nejvíce zkoumány u hmyzožravých netopýrů, pro něž je charakteristická dvojvrcholová noční aktivita, neboť hmyz je nejhojnější těsně po západu a před východem slunce. Naopak pro frugivory a nektarivory je typický jednovrcholový model noční aktivity. Modely aktivity letounů jsou silně ovlivněny okolními teplotami a ostatními cirkadiánními faktory, slunečním svitem a povětrnostními podmínkami (Erkert, 1982).

Noční aktivita kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*) začíná po západu slunce a do svého úkrytu se zvíře opět vrací před svítáním. Dobu odletu a příletu do jeskyně ovlivňují rozdíly v zimním a letním schématu jeho aktivity. Herzig-Straschil & Robinson (1978) zjistili,

že kaloni druhu *R. aegyptiacus leachi* v létě opouštějí jeskyně dříve než v zimě a zpět se vracejí později než v zimním období. Určili také, že nástup aktivity může být zbrzděn jasným měsíčním svitem (Herzig-Straschil & Robinson, 1978). V Izraeli bylo pozorováno, že reprodukčně aktivní dospělé samice kaloně egyptského se budí dříve než juvenilové a dospělí samci a že první projevy aktivity tohoto druhu ovlivňuje hlavně intenzita světla (Korine et al., 1994). Prodleva v nástupu aktivity poukazuje u samců na nutnost bránit své teritorium v jeskyni a u samic potřebu dostatečně dlouhé doby pro krmení, neboť takto získaná energie je využita v období gravidity a laktace (Kwiecinski & Griffiths, 1999).

### 5.3. Pářící systémy

Ve srovnání s ostatními savčími řády najdeme u letounů celou řadu způsobů páření, jež mají svůj původ v přírodním výběru. Jedná se o obligátní monogamii, fakultativní monogamii/polygynii, harémový systém s jedním samcem a s více samicemi, obhajování pářících teritorií, vytváření pářících uskupení (leků), vytváření dočasných harémů/teritorií a dále strategie samců bez stálého teritoria vyhledávající samice (roving males) (Clutton-Brock, 1989). Z velké části je za konkrétní pářící strategii zodpovědná sociální organizace a ekologie daného druhu. Nejčastější letouní strategií je *resource-defence* polygynie, kdy samec brání před ostatními samci určitý zdroj důležitý pro samice (oblast výskytu potravy, úkryt), což mu následně umožňuje spářit se s velkým počtem samic (Altringham, 1996).

Obligátní monogamie (páření samců s jedinou samicí v daném období) obvykle nastává v situaci, kdy mládě může být úspěšně odchováno pouze za pomoci samce, nebo když samec pomáhá k výraznému zvýšení úspěšnosti při reprodukci, nicméně i přesto zde samci nehrají klíčovou roli. Monogamie se objevuje např. u druhů *Hipposideros beatus* a *Rhinolophus sedulus*. Ve všech ostatních systémech je samec postradatelný. Funguje spíše jako svobodný zprostředkovatel, a tudíž se může věnovat dalším samicím. Hlavními faktory se stávají rozmístění samic a jejich sociální chování. Pokud může samec bránit domovský okrsek samic, vyvstávají tři hlavní systémy, které se dělí dle velikosti samčích skupin: fakultativní monogamie (polygynie), harém a skupiny s více samci. V těchto třech systémech samci drží své teritorium a brání samice. Je-li skupina samic příliš velká, může být do obrany zapojeno více samců. Všechny tři systémy se vyskytují zejména u letounů žijících v tropech. Pokud jsou samice či skupiny od sebe více vzdáleny a méně úkryty a jejich domovský okrsek je poměrně velký, je dalším určujícím prvkem stabilita samičí skupiny. Při nestabilitě skupin je typické, že samci obhajují malá pářící teritoria, která jsou navštěvována samicemi. Pokud

nastane situace, že samice jsou řídce nebo nepředvídatelně rozptýlené, samec je jednotlivě vyhledává. Se zvyšující se hustotou výskytu samic jsou samčí teritoria méně rozptýlena, což při nejvyšší hustotě vede ke vzniku leků. Leky jsou malé, přilehlá samčí teritoria, kde samci předvádí své schopnosti a soutěží tak o samici, která lek navštíví (Altringham, 1996).

Kaloň kladivohlavý (*Hypsignathus monstrosus*) je nejtypičtějším představitelem leku, neboli shromažďování samců za účelem konkurenčního páření. Dospělí samci se dvakrát do roka, v období od června do srpna a od prosince do února, setkávají na tradičních místech, nejčastěji podél řeky. Jedinci jsou pro toto předvádění vysoce specializováni – jejich hrtan vyplňuje jednu pětinu tělní dutiny (Fenton, 1985). Na každé takové shromáždění přilétne 25 až 132 kaloňů a každé zvíře si vytvoří vlastní území o průměrné velikosti asi deseti metrů. Samci o sobě, kromě svých nápadně hlasitých projevů, dávají vědět ještě máváním křídly. Samice leky navštěvují, poletují okolo a nakonec se usadí vedle samce, kterého si vybraly k páření (Nowak, 1999). Nejsou známy podrobnosti o bezprostředních podnětech, které by samice vyživaly při výběru partnera mezi shromážděnými vokalizujícími samci (Fenton, 1985).

Kaloň Wahlbergův (*Epomophorus wahlbergi*) je charakteristický pářícím systémem, kdy samci jsou rozptýleni na určité lokalitě, vokalizují z předvídatelných míst a přidávají na hlasitosti, když kolem nich proletí samice. Wickler & Seibt (1976) se domnívají, že tyto hlasové projevy samců slouží k jejich propagaci před samicemi.

Kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*) je polygynandrický druh, což znamená, že dva, nebo více samců se páří se dvěma, či více samicemi. Počet samců a samic nemusí být stejný. V současné době je pářící systém kaloně egyptského intenzivně zkoumán (Jahelková & Vašíčková, 2010).

## **5.3. Struktura kolonií a vztahy mezi jedinci**

### **5.3.1. Hierarchická uspořádání**

Na základě pozorování kaloně indického (*Pteropus giganteus*) bylo zjištěno, že dominantní jedinci okupují horní větve stromu, zatímco jim podřízení jedinci, kteří jsou omezeni pouze na nižší větve, jsou náchylnější k útokům predátorů. Dominantní postavení samice závisí na nejbližším samci v její těsné blízkosti, přičemž samci se snaží aktivně předcházet tomu, aby samice během reprodukčního období opouštěly úkrytiště. Podobná dominantní hierarchie byla zaznamenána u kaloně australského (*Pteropus poliocephalus*), kdy

dospělci sídlí na mnohem vyšších stromech, než subadultní a juvenilní jedinci. Kaloni samojští (*Pteropus samoensis*) projevují dominanci tím, že samci mají tendenci viset na holých nebo suchých větvích na vrcholcích stromů, zatímco samice visí na více krytých místech na úbočí lesů (Nowak, 1999).

O hierarchickém uspořádání kaloňů obývajících jeskyně není doposud nic známo.

### 5.3.2. Strategie a etologie vybraných druhů kaloňovitých

**Kaloň krátkonosý** (*Cynopterus sphinx*) je středně velký plodožravý kaloň široce rozšířený v oblasti Indomalajsie. Primární pářicí strategií je u tohoto druhu *resource defence* polygynie. Samice jsou sezónně polyestrické, během roku nastávají dvě odlišné reprodukční periody (Storz & Kunz, 1999). Tento druh kaloně je znám vytvářením mnoha různých denních úkrytů včetně stanů z listů rostlin. Stavění stanů je výlučně samčí záležitostí (Balasingh et al., 1995). Tento typ úkrytu má za úkol nalákat skupinu samic, z nichž si pak samec vytvoří harém (Storz et al., 2000). Storz et al. (2000) na základě svých pozorování zjistili, že kolonie kaloně krátkonosého se může skládat buď z jediného harému, nebo z několika sousedících harémů. V obou případech zde navíc mohou nebo nemusí být přítomni solitérní samci. Samice jsou březí 115-125 dní a březost nejčastěji nastává v období února a června (Nowak, 1999).

**Kaloň australský** (*Pteropus poliocephalus*) je frugivorní druh, jehož denním úkrytištěm jsou tzv. kempy, nápadná uskupení, jejichž velikost je dána dostupností potravy. V letních kempech (fungujících od září do dubna či června) se rodí a jsou zde vychovávána mláďata, dochází zde k výběru partnera, jedinci zakládají a obhajují svá teritoria a následně dochází i k páření. Zimní kempy (fungující od dubna či června do září) většinou obývají mladí jednorocní kaloni, zatímco dospělí jedinci jsou solitérní nebo tvoří nenápadné skupiny. Začátkem října porodí samice jedno mládě a až do začátku prosince obývají samci v kempu jiné úkryty než samice, případně může jedno pohlaví viset na vyšší větvi než druhé pohlaví. Poměr pohlaví však zůstává zachován okolo 1:1. Během tohoto období je míra agrese mezi jedinci nízká, nicméně sousední zvířata se navzájem pošťuchují palci, naklánějí se k sobě a očíhávají se. Mezi samci může docházet až k homosexuálnímu párování. Samice kaloně australského své mládě od věku tří týdnů za soumraku opouští, aby se nakrmila. Odloží je do bohatě olistěného větvoví stromů, často na okraji kempu, kde je v bezpečí. Před svítáním se matka vrací, létá kolem úkrytu mláděte a volá jej. Mládě odpovídá, matka u něj přistane a očíhá mu hrud' a buď u něj zůstane, nebo jej zavrhne. Přijaté a očištěné mládě se vrací s matkou do svého původního úkrytu. Během samičího krmení se mládě snaží rozvíjet své

schopnosti a od věku tří měsíců se učí samo létat. V prosinci a lednu si jedinci začínají vybírat partnera pro páření. Samec přistoupí k samici a jejímu mláděti. Samice buď křičí a mává křídly, což samce zažene, nebo je pasivní a umožní mu očichat ji nebo ji olízat genitálie. V tomto období se též stupňují souboje mezi samci. Na jaře se v populaci v kempu vytvoří čtyři nové sociální skupiny: skupina jedinců, kteří střeží kemp (většinou samci), rodiny (dospělý samec, dospělá samice a její aktuální mládě), skupiny dospělců (dospělý samec a jedna nebo více dospělých samic) a juvenilní skupiny. Konec března je časem páření. Před samotným aktem se dvojice očistí a samec olizuje samici genitálie. Březí samice opouští teritoria a v kempech vytváří vlastní pohlavně oddělené skupiny. Samčí a samičí skupiny odlétají z letního kempu a hnízdí na jiných lokacích. V zimě dospělci visí buď sami, nebo v menších skupinkách. Zimní kempy využívají zejména juvenilové (Fenton, 1985). Teritoriální samci kaloně australského si značkují své úkryty tekutinou vylučovanou z lopatkových žláz, přičemž se třou žlázami o větev, kde právě hnízdí (Nelson, 1965).

### **Kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*)**

Kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*) vykazuje velmi komplexní sociální život. Erwin Kulzer (1958) jej pozoroval v jehorodném prostředí, v Egyptě a v Keni, a dále v zajetí. V Káhiře objevil kolonie čítající více než tisíc jedinců, kteří se uhníždili v prostoru 5-10 m vysoké klenby staré mešity, kde se tísnil v tom nejtemnějším rohu. Otvory v západní stěně jim sloužily jako únikové východy. V nepřítomnosti člověka kaloni hlasitě vřeštěli, avšak v momentě, kdy je někdo vyrušil, veškerý křik ustal a zvířata se stáhla do ústraní. Po několika minutách ticha se opět ozval vriskot, který byl čas od času přerušen krátkými pauzami. Kolonie se skládala z 16 jedinců obou pohlaví, Kulzer zde zaznamenal také březí samice a samice s mládětem na břiše. Po setmění pozoroval kaloně egyptské, jak poletují kolem platanů, usedají na ně, hbitě ručkují do koruny stromu a pomocí čichu a zraku hledají potravu. Ráno pak pod těmito stromy ležely zbytky rozžvýkaného ovoce.

V průběhu studie v zajetí bylo 16 kaloňů druhu *Rousettus aegyptiacus* a *Rousettus leachi* drženo v různě velkých klecích a pro vlastní pozorování se jako nejvhodnější ukázala drátěná klec o rozměrech 1 x 1 x 1 m. K létání měli kaloni k dispozici prostor o rozměrech 6 x 4 x 2 m. Klec z drátů nabízela příhodné podmínky pro šplhání, přilety a odlety, jež byly rovněž usnadněny napnutými látkovými sítěmi. I v dlouhodobém zajetí zůstali jedinci plaší a na každý pohyb chovatelů reagovali negativně. Skupinu pozorovali střídavě ve dne a v noci. Během dne viseli kaloni v tmavých koutech své ubikace nahloučení na sobě. Občas se za hlasitého vřeštění zakousli do svého souseda. V okamžiku, kdy jim chovatelé zhasli světlo, začali být jedinci aktivní. Postrkovali se, čistili se, vylétávali z klece a hledali potravu.

Jakmile objevili ovoce, naplnili si jím tlamku a odlétli zpět na odpočívadlo, kde jej rozžvýkali, a celou akci několikrát zopakovali. Během 24 hodin chovatelé zaznamenávali počet vzletů a zjistili, že letová aktivita těchto kaloňů je nejvyšší s příchodem soumraku a po nalezení potravy.

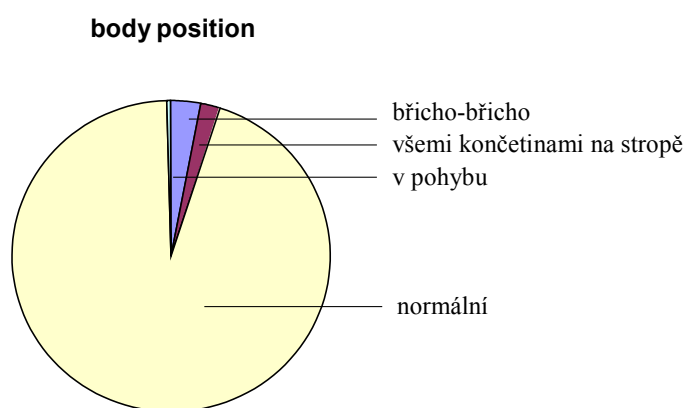
Chovatelé pozorovali, že během krmení dochází mezi jedinci k soubojům. Útočník obejmě druhému zvířeti hrdlo svými drápy na palci, přitáhne si jej blíž a pokusí se mu z úst vyškubnout kus banánu. Oloupené zvíře se brání a roztaženými křídly bije útočníka. Tyto spory o potravu jsou velmi nápadné a pravidelně se opakují. Někdy jsou do bojů proti své vůli zapojena i do té doby nezúčastněná zvířata, což vyústí v boj všech proti všem. Také se stává, že když se mládě poprvé vydá pro potravu, dospělý jedinec ho napadne a sousto mu vytrhne. Dospělá zvířata sedí na místě krmení a nepřetržitě se krmí. Jakmile se přiblíží mládě, ostatní jej zaměří a začnou vydávat specifický typ vokalizace, dokud mládě neodletí zpět. Na kaloním odpočívadle často dochází k prudkým sporům o místo v klastru. Při bojové pozici má zvíře široce otevřená ústa, hlavu vysunutou dopředu, roztažená křídla. Dvojice na sebe míří palci s ostrými drápy a za hlasitého vřeštění útočí. Posledním výkřikem je boj ukončen. Po nakrmení se zvířata opět seskupí, většina se dlouze věnuje čištění, čímž se odstraní zbytky potravy ze srsti. Nejprve si kaloň očistí létací blány, olizuje jejich vnější a vnitřní stranu, okraje a konce křídel a nevynechá ani zápěstí. Poté si olíže palce a drápem vyčistí zuby. Pomocí zadních nohou čistí ušní boltce. Následují genitálie, zadní nohy, drápy a srst na hřbetě, kam dosáhne pouze svou zadní nohou otočenou o 180°. Každého nově příchozího kaloň ostatní nejprve očichají a teprve poté se smí připojit ke skupině. Jakýkoli hluk způsobí semknutí do co nejtěsnějšího klastru. Toto těsné uskupení je občas narušeno soubojem mezi jedinci.

Při pozorování páření samec odtáhne vybranou samici stranou, popadne ji za krk zády k sobě a z obou stran ji sevře svými pažemi. Samice vříská, brání se sevření a začne vydávat hvízdavé tóny. Samec na ni zavrčí, ona se uklidní, nicméně zůstává i nadále v jeho sevření. Samec visí samici na zádech, bije ji svými křídly a kouše ji do zátylku. Tento zápas pokračuje, dokud se samice nevzdá. Samec si olízne svůj ztopořený penis a následně čenich samice. Teprve poté následuje vlastní páření. Samec se zakousne samici do krku a samice se natlačí zadníma nohama na samcovo břicho. Poté zasune svůj penis do pohlavního otvoru samice. Samice se v tomto okamžiku znovu energicky brání a žalostně kňučí. Po několika kopulačních pohybech dojde k ejakulaci. Po skončení aktu však samec samici nepustí, ona začne opět kňučet, nicméně on ji zpět přirazí svými křídly a opět se s ní spáří. To samé se opakuje i potřetí (Kulzer, 1958). V následujících třech dnech se spolu tento pár ještě



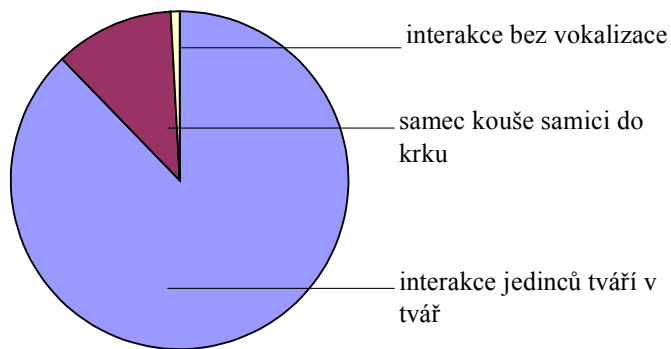
několikrát spáří, ale pak už se společně neobjevují. Soudružnost mezi samci a samice je tedy omezena pouze na období páření. Chování zvířat před a během kopulace se velmi podobá znásilnění. Samice se vždy snaží samci uniknout a velmi energicky se brání sevření. Zaútočili na dvojici při páření jiní samci, pářící se samec se s křikem brání (Kulzer, 1958).

Od ledna 2010 provádíme pozorování kolonie kaloňů egyptských žijící v pražské ZOO. Kolonie se v době značení skládala z 50 jedinců (12 dospělých samců, 7 subadultních a 4 juvenilní samci, 27 samic a 4 malí juvenilové). Zvířata zde mají k dispozici chodbu pro volné létání o rozměrech asi 25 x 2 m a místo pro krmení. Na digitální kameru v infračerveném světle a s externím mikrofonom zaznamenáváme jejich chování a sociální signály dvě hodiny před začátkem „kaloní nocí“ (před otvírací dobou). Kaloni jsou označeni barevnými plastovými kroužky na palci a z tlamky jim také byly odebrány vzorky tkáně pro pozdější analýzu DNA. Zvířata se nejčastěji zdržují nahloučená do tří až čtyř klastrů, kde v drtivé většině zaujímají normální pozici, pouze zlomek jedinců vytváří dvojice, které jsou k sobě otočeny břichem (vyjma matek s mláďaty). Mezi jedinci bylo pozorováno agonistické chování, nejčastěji agrese a hrozby, jež byly většinou doprovázeny hlasovými projevy, nicméně byly v několika málo případech zaznamenány i agresivní interakce bez vokalizace. Podstatnou část pozorovací doby tráví kaloni čištěním (Obr. 1.-3.) V heterosexuálních dvojicích bylo zaznamenáváno i vzájemné čištění (Jahelková & Vašíčková, 2010).



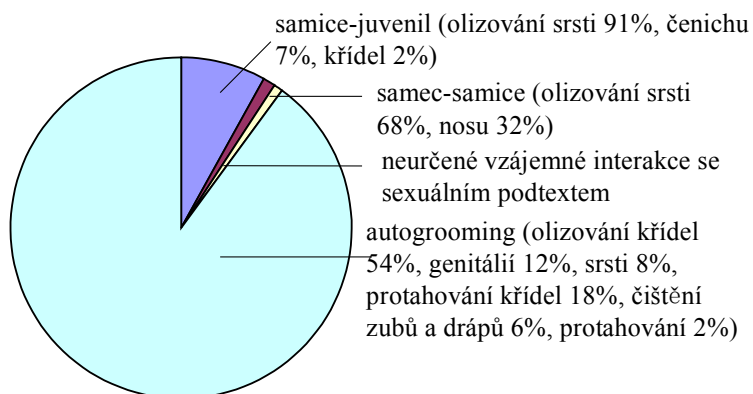
**Obr. 1. Pozice jedinců v klastru.** Převzato z Jahelková & Vašíčková, 2010.

### agonistic interactions



**Obr. 2. Agonistické interakce mezi jedinci.** Převzato z Jahelková & Vašíčková, 2010.

### grooming



**Obr. 3. Čištění (grooming).** Převzato z Jahelková & Vašíčková, 2010.

## 6. KOMUNIKACE

Letouni jsou velmi společenší savci, jejichž komunikace je na vysoké úrovni a zahrnuje akustické, vizuální, olfaktorické a taktilní signály (Fenton, 1985). Vyvinulo se u nich vynikající sluchové ústrojí, které je schopno analyzovat spektrální a časové vlastnosti vysílaných zvukových signálů a zajistit tak dostatek detailních informací z okolí. Právě sluch a čich byly u těchto zvířat zkoumány nejvíce, neboť právě na tyto dva smysly se může letoun ve tmě nejvíce spolehnout (Dechmann & Safi, 2005).

### 6.1. Echolokace a akustická komunikace

Echolokace je orientace za pomoci odražených zvukových signálů, ozvěn. Umožňuje letounům zaznamenávat objekty, které jim při letu stojí v cestě. Echolokační signály lze rozlišit na několik typů dle frekvenčního průběhu:

- (1) krátké, širokopásmové vibrace jazyka – tyto signály jsou obvykle kratší než 1ms, v rozmezí 12–70 kHz. Jsou využívány v jeskyních žijícími kaloňovitými rodu *Rousettus*, kteří je produkují prostřednictvím mlaskání jazykem o zuby, vždy na levou a pravou stranu, což vytváří „doubleclick“. Tímto mechanismem tvorby zvuku se jedinci zcela odlišují od všech ostatních netopýrů, kteří tvoří echolokační signály v hrtanu (Jones & Teeling, 2006);
- (2) úzkopásmové signály s nejsilnějším základním harmonickým tónem – tyto echolokační signály jsou relativně dlouhé (často > 5ms) a frekvenčně modulované. Využívají je zástupci čeledi Vespertilionidae, Molossidae a Miniopteridae, pro něž je typické létání na otevřeném prostranství. Signály jsou dlouhé a hlasité, protože cílové objekty jsou vzdálené a jejich ozvěna se vrací až poté, kdy netopýr signál dokončí, a tudíž se odcházející puls nepřekrývá s vracející se ozvěnou (Jones & Teeling, 2006; Schnitzler et al., 2003);
- (3) úzkopásmové multiharmonické signály – tyto signály jsou vydávány netopýry obývající otevřené prostory, např. čeleděmi Craseonycteridae, Rhinopomatidae, Emballonuridae a Mormoopidae. V evoluci vznikly nejspíše vícekrát (Jones & Teeling, 2006);
- (4) krátké širokopásmové signály s nejsilnějším základním harmonickým tónem – tyto signály jsou produkovány netopýry čeledi Vespertilionidae, kteří jich využívají při

vyhledávání kořisti. Širokopásmové signály pokrývají velký rozsah frekvencí v krátkém časovém intervalu (méně než 5 ms) a jsou dobře přizpůsobené pro lokalizaci cílů ve 3D prostoru. Uplatňují se při létání na nepřehledném místě (Jones & Teeling, 2006; Schnitzler et al., 2003);

- (5) krátké širokopásmové multiharmonické signály – tyto signály využívají netopýři různých čeledí, pravděpodobně se u letounů vyvinuly několikrát nezávisle na sobě (Jones & Teeling, 2006);
- (6) dlouhé širokopásmové signály – tyto signály jsou charakteristické pouze pro druh myzopodu ušatou (*Myzopoda aurita*) a jsou dlouhé (více než 23 ms) (Jones & Teeling, 2006);
- (7) signály o konstantní frekvenci (CF) – tyto signály mohou mít relativně dlouhou dobu trvání (> 30 ms) a využívají je zástupci čeledí Rhinolophidae, Hipposideridae, Mormoopidae (*Pteronotus parnellii*) a Noctilionidae. Dlouhá doba trvání CF signálů poskytuje nejen dostatečný výkon při detekci cíle, ale umožňuje také klasifikaci cílů. K CF složce je často připojen frekvenčně modulovaný začátek a konec signálu. Často jsou využívány netopýři, kteří zaměřují pohyblivé cíle v zaplněných prostorech (Jones & Teeling, 2006; Schnitzler et al., 2003).

Kaloni rodu *Rousettus* a *Eonycteris* jsou jedinými zástupci čeledi Pteropodidae, kteří využívají echolokaci. Rod *Rousettus* produkuje echolokační signály pomocí vibrací jazyka a vydává je během letu (Roberts, 1975), rod *Eonycteris* vydává signály máváním křídlů (Gould, 1988). U všech ostatních echolokujících letounů se signály tvoří v hrtanu. Zatímco u zástupců skupiny Vespertilioniformes mají jejich echolokační signály své prekurzory v izolačních hlasech mláďat (de Fanis & Jones, 1995), u echolokujících kaloňovitých (Pteropodidae) tomu tak není.

Kaloň egyptský (*R. aegyptiacus*) vysílá signály v párech s krátkým časovým intervalem uvnitř páru o délce 20-25 ms a delším časovým intervalem mezi páry o délce 60 - 150 ms. Tento způsob linguální echolokace byl dříve (a mnohými vědci stále je) považován za primitivní, protože poskytoval pouze hrubé biosonarové informace a protože kaloni nejsou schopni pružně měnit parametry vydávaného signálu jako echolokující netopýři (Yovel et al., 2011). Nedávné experimenty ukázaly, že délka signálu kaloně egyptského je mnohem kratší, než se původně předpokládalo (Holland et al., 2004). Hlavním důvodem této domněnky byla zdánlivě dlouhá doba trvání signálu, neboť předchozí práce uvádějí délku signálu až 5,6 ms (Kulzer, 1960). Recentní práce nicméně dokazují, že délka signálu kaloně egyptského se

pohybuje v rozmezí přibližně 50–100  $\mu$ s. Jeho pulsy jsou délkou srovnatelné spíše s pulsy kytovců, než s jinými suchozemskými obratlovci, kteří užívají srovnatelný orientační mechanismus (Holland et al., 2004). Kaloni egyptští využívají echolokaci hlavně pro orientaci ve svých jeskynních úkrytech, a je proto možné, že se u nich tato schopnost vyvinula právě z tohoto důvodu. Nicméně četné studie ukazují, že se tento druh orientuje pomocí echolokace i mimo jeskyně při létání nízko nad zemí nebo při krmení (Yovel et al., 2011).

Sociální signály umožňují dálkový přenos informací mezi jedinci, rozpoznávání jedinců téhož druhu, koordinaci při shánění potravy a komunikaci mezi matkou a mládětem. Ve srovnání s echolokačními signály je frekvence sociálních signálů relativně nízká (Pfalzer & Kusch, 2003), není možné tyto dva druhy vokalizace zcela separovat, protože i echolokační signály nesou informaci o jedinci (Fenton, 1985). Oba typy signálů byly formovány jinými faktory. Zatímco u echolokačních hrála roli zejména funkčnost, u sociálních se mohla uplatnit větší rozmanitost. Obecně lze akustické sociální signály letounů klasifikovat na agonistické signály (např. při obraně teritorií, potravních zdrojů...), vábící signály, vábící signály vysílané v letu (songflight), signály vydávané při stresu, izolační a direktivní signály používané v mateřských koloniích při komunikaci matky a mláděte (Pfalzer & Kusch, 2003). Signály vydávané při stresu, např. při odchytu, slouží k přilákání ostatních jedinců daného druhu, jejichž soustředěný nálet (mobbing) pak funguje jako obrana proti predátorům (Fenton et al., 1976; Russ et al., 1998).

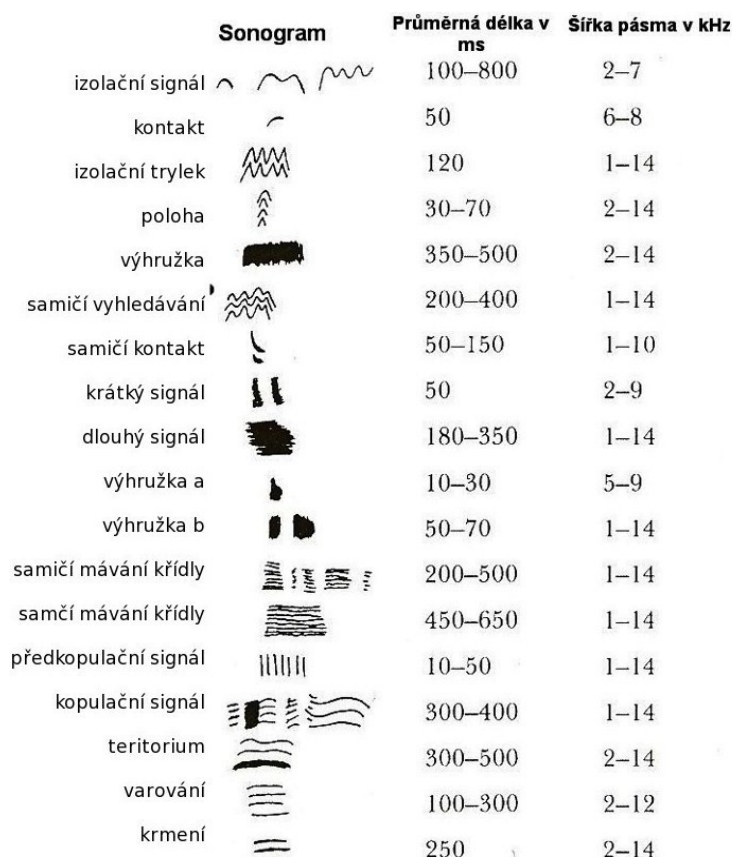
Nezávisle na druhu lze sociální signály rozdělit do čtyř kategorií:

- (A) skřeky (squawk) – jsou to hlasité, širokopásmové, dlouhotrvající (63-198 ms) signály o konstantní frekvenci ( $< 40$  kHz). (Pfalzer & Kusch, 2003). Mohou mít výhružnou funkci (Fenton, 1985);
- (B) trylky (trill) – tyto signály se skládají z mnoha krátkých pulsů ( $< 10$  ms), které začínají ve vysokých frekvencích a končí v nízkých frekvencích. Byly zaznamenány v mateřských koloniích před odletem a po návratu jedince do úkrytu (Pfalzer & Kusch, 2003);
- (C) pípání (cheep) – tyto typy signálů jsou frekvenčně modulované, ale mají obvykle vlnovitou sonografickou strukturu. Jsou produkovány buď jako jeden krátký zvuk (5-58 ms), nebo jako dvojitý puls. Uplatňují se při rozpoznávání mláděte samicí (Pfalzer & Kusch, 2003);
- (D) zpěvy (song) – signály mají komplexní sonografickou strukturu, která se obvykle skládá z několika různých pulsů nebo z několika podobných frekvenčně

modulovaných prvků (Pfalzer & Kusch, 2003). Signály jsou produkovány při vábení, ale mohou též hrát roli při obraně potravních zdrojů (Barlow&Jones, 1997a).

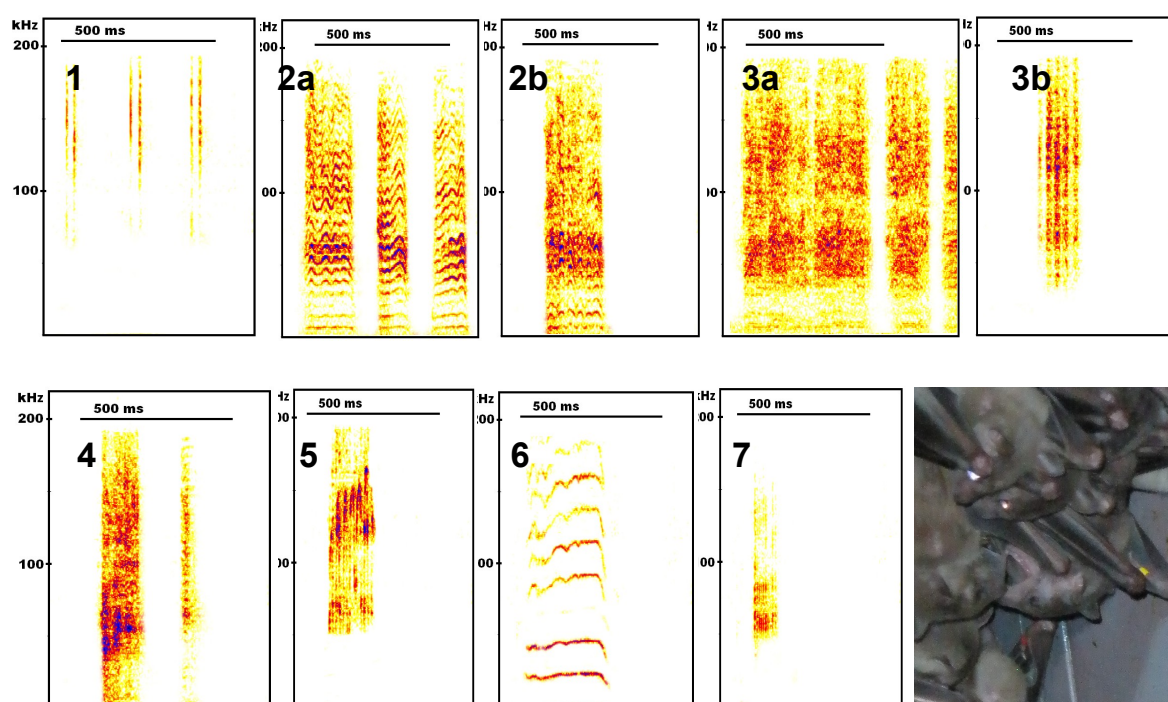
U některých koloniálních kaloňovitých se vyvinulo schéma prostorového rozložení jedinců ve skupině, které je udržováno pomocí agresivních hlasových projevů a konkrétních tělesných postojů (Fenton, 1985).

Nelson (1965) zaznamenával akustický repertoár kaloně australského (*Pteropus poliocephalus*) a zjistil, že teritoriální samci si značkují svá teritoria výměšky pachových žláz a že vetřelce vyzývají na souboj pomocí teritoriálních výstražných signálů. Samice tohoto druhu hledající v kolonii své mládě vydává charakteristické vyhledávací signály a jak matka, tak mládě mají typické kontaktní signály používané při opětovném vzájemném shledání. Během páření se uplatňují samčí i samičí signály, které oba jedinci produkují máváním křídly (jde o různé signály), dále předkopulační a kopulační signály. Při samotné kopulaci samec také často vydává směrem k bránící se samici výhružné signály. Signály, které produkují krmící se samci a samice, když se k nim přiblíží jedinec téhož druhu, jsou podobné varovným signálům a teritoriálnímu signálu (Nelson, 1964) (obr. 4.)



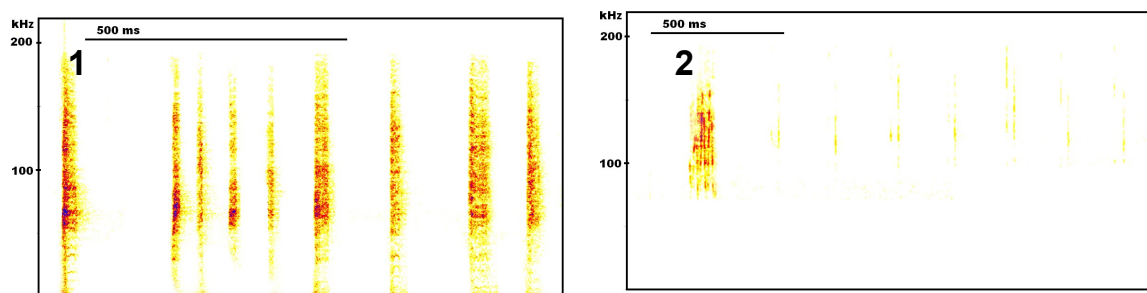
**Obr. 4. Hlasový repertoár kaloně australského (*Pteropus poliocephalus*). Převzato z Nelson (1965).**

U kolonie kaloně egyptského (*Rousettus aegyptiacus*) z pražské ZOO byly též pozorovány a zaznamenány hlasové projevy jedinců. Vokalizací bylo většinou doprovázeno agresivní chování, přičemž bezmála v polovině případů zvířata demonstrovala svůj hněv prostřednictvím dlouhých sekvencí. Krátké sekvence jsou méně časté. Boje mezi dvěma samci mohou také probíhat zcela bez jakékoli vokalizace (Jahelková & Vašíčková, 2010) (obr. 5. a 6.). Celý souboj většinou vyprovokuje jeden samec, který druhého začne dráždit. Během několika málo okamžiků se oba samci vypnou do bojové polohy, začnou třepat křídly, naznačovat útoky či na sebe útočit (pers.obs.).



**Obr. 5. Typy signálů zaznamenané v kolonii kaloňů rodu *Rousettus* chovaných v zajetí:**

1. Echolokační signály, 2a. Tonální signály s harmonickými tóny, 2b. Jiný typ tonálních signálů s harmonickými tóny, 3a. Zavřeštění (screech), 3b. Další typ zavřeštění (screech), 4. Párové zavřeštění, 5. Trylek, 6. Signály původně připsány juvenilům, které jsou však produkovány jedním členem dvojice při páření, 7. Bručení. Převzato z Jahelková & Vašíčková, 2010.



**Obr. 6.** 1. Sekvence samičích sociálních signálů (krátké výkřiky), které vydává během pokusů samce o spáření. 2. Sociální signály samice, které vydává na prolétávající mládě. Převzato z Jahelková & Vašíčková, 2010.

## 6.2. Vizuální komunikace

Zrak je letouny využíván při orientaci (Davis & Barbour, 1965), navigaci (Serra-Cobo, Lopez-Roig, Marques-Bonet, & Lahuerta, 2000) a při vyhledávání kořisti (Eklöf, Svensson, & Rydell, 2002). Obecně lze zraku přisuzovat méně důležitosti, neboť letouni jsou noční živočichové a mnoho z nich se orientuje pomocí echolokace. Z tohoto důvodu bychom mohli očekávat, že takto přizpůsobení letouni budou mít redukované oči, avšak opak je pravdou a tato zvířata disponují typickým savčím zrakovým orgánem (Eklöf, 2003). Co se stavby oka týče, najdeme mezi oběma podřády letounů důležité rozdíly. Sítnice obou skupin obsahují vlastní smyslové buňky - tyčinky a čípky (Fenton, 1985). Struktura zvaná tapetum lucidum, což je odrazivá vrstva mezi sítnicí a cévnatkou oka, je přítomna pouze u čeledi Pteropodidae a umožňuje zvířatům lepší vidění za šera (Ollivier et al., 2004). Optické podněty jsou ze sítnice předávány prostřednictvím optického nervu do genikulárního laterálního jádra a odtud do zrakové korové oblasti mozku (Fenton, 1985).

Jedinečným prvkem kaloního zrakového orgánu jsou drobné kuželovité výstupky, cévnaté papily (choroidal papillae), na jejichž okraje navazuje sítnice. V rámci čeledi Pteropodidae dochází ke změnám ve vývoji těchto cévnatých papil. Všechny se sbíhají v nodálním bodu dioptrického aparátu, přičemž je zabráněno, aby předchozí papila zastiňovala tu nadcházející (Fenton, 1985). Dřívější studie uváděly, že kaloňovití mají velmi chabě vyvinuté ciliární svaly, a tudíž jejich oko postrádá schopnost akomodace. Tento fakt byl popřen, a ačkoli ciliární svalstvo kaloňů není tak pokročilé jako u primátů, disponují tito letouni aktivním akomodačním mechanismem (Murphy et al., 1983). Ostrost vidění se u



letounů liší druh od druhu a souvisí s jejich diverzitou a životními podmínkami (Fenton, 1985).

Prostředkem vizuální komunikace může být i pohlavní dimorfismus, např. samci kaloně kladivohlavého (*Hypsignathus monstrosus*) jsou mnohem větší než samice a svým předváděním v leku (máváním křídlů a výraznou vokalizací) dokonce kombinují zrakové i sluchové podněty. Pro samce tadaridy Chapinovy (*Tadarida chapini*) jsou charakteristické vztyčitelné chocholky, které jsou u samic redukovány a málo zřetelné (Fenton, 1985).

### 6.3. Olfaktorická komunikace

Čich hraje důležitou roli při vábení a získávání partnera pro páření, vzájemném rozpoznávání mezi samicí a jejím mládětem, při rozpoznávání člena kolonie a také čich usnadňuje vyhledávání potravy (Altringham, 1996). Olfaktorický systém letounů je typicky savčího typu, avšak mezi jednotlivými skupinami panují určité rozdíly (Fenton, 1985). Využívání chemických podnětů lze považovat za nejstarší typ komunikace, neboť ji najdeme jak u primitivních, tak pokročilých organismů. Používání olfaktorické komunikace se mění v závislosti na ekologickém tlaku, kterému čelí každý druh, a na vývoji ostatních smyslových systémů (Bloss, 1999). U letounů se vyvinuly dva typy olfaktorických systémů. Tím hlavním typem je čenich s čichovým epitelem, který zachycuje podněty a předává je do příslušného mozkového laloku. Druhým typem je vomeronasální orgán (též znám jako Jacobsonův orgán), jež je pouze přídatným olfaktorickým systémem a který předává signály do přídatného olfaktorického bulbu. Nicméně čeled' Pteropodidae nedisponuje fungujícím vomeronasálním orgánem (Bhatnagar et al., 1996).

Samci netopýra vakového (*Saccopteryx bilineata*) jsou výjimeční způsobem rozšiřování svého pachu. Na propatagiální membráně křídla mají kožní záhyb, kam si ukládají výměšky pohlavních žláz, moč a sliny. Pach je rozptylován během energeticky náročného prolétávání okolo samic, čímž se je samci snaží přivábit (Voigt & von Helversen, 1999). Při rozpoznávání mezi matkou a mládětem na krátkou vzdálenost jsou klíčové dva zdroje olfaktorických signálů. První zahrnuje pachy, které mládě získává pasivně z mléka nebo slin matky, druhým zdrojem je specifické pachové značení (Fenton, 1985). Rozpoznávání bylo pozorováno mezi matkou a mládětem druhů *Rousettus aegyptiacus*, *Tadarida condylura* a *T. brasiliensis mexicana* (Kulzer, 1958; Gustin & McCracken, 1987). Právě druh *T. brasiliensis* vytváří největší známé letouní kolonie (až 20 milionů jedinců) a samice vracějící se do hnízdiště po

nakrmení musí být schopná najít a rozeznat své mládě (Altringham, 1996). Dalším předpokladem pro úspěšné nalezení je též vysoká variabilita akustických signálů. Samice netopýra krátkouchého (*Nycticeius humeralis*) předtím, než po setmění opustí hnízdo, značkuje svým potomkům tváře výměškem z podčelistní (submaxilární) žlázy. Během tří dnů po porodu se žláza zvětší a do normální velikosti se vrátí až po odstavení mláděte (Watkins & Shump, 1981).

Zdrojem olfaktorických signálů může být moč, výkaly, sliny a zejména produkty specifických žláz. Na těle letouna lze najít širokou škálu kožních žláz, přičemž hlavní jsou potní a mazové žlázy, a dále pachové žlázy (Fenton, 1985). Obecně se u letounů pachové žlázy nacházejí nejčastěji na tváři, krku, po stranách čenichu, v oblasti pohlavních orgánů, na ramenech a v okolo řitního otvoru. U výložkových kaloňů najdeme u obou pohlaví pachové žlázy v oblasti ušních boltců, krku a ramen, u všech ostatních kaloňovitých, avšak pouze u samců, v oblasti krku, ramen a po stranách řitního otvoru. U obou pohlaví najdeme pachové žlázy za řitním otvorem (Quay, 1970).

Také v průběhu pozorování chování kaloňů ze ZOO Praha bylo zaznamenána řada interakcí na níž se podílel čich, zejména při páření, začleňování nově přilétlého člena do klastru či vyhánění nežádoucích jedinců z klastru (pers.obs.).

Už z předběžných výsledků získaných vyhodnocováním nahrávek kolonie kaloňů se ukázalo, že vztahy mezi jedinci, distribuce jedinců v kolonii a způsoby komunikace jsou o mnoho složitější, než ve své práci popisuje Kulzer (1958). Na prozkoumání detailů jejich sociálního života bych se ráda zaměřila ve své diplomové práci.

## 7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

\* sekundární citace

- Adkins, R. M. & Honeycutt, R. L.** (1991) Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, Vol. 88, pp. 10317-10321.
- Albayrak, I., Asan, N. & Yorulmaz, T.** (2008). The Natural History of the Egyptian Fruit Bat, *Rousettus aegyptiacus*, in Turkey (Mammalia: Chiroptera). *Turkish Journal of Zoology*, 32: 11-18.
- Altringham, J. D.** (1996). Bats, Biology and Behaviour. *Oxford University Press. Oxford.* 264 pp.
- Anděra, M. & Horáček, I.** (2005). Poznáváme naše savce. *Sobotales, Praha*, 328 pp.
- Balasingh, J. S., Koilraj, J. & Kunz, T. H.** (1995) Tent construction by the shortnosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology* 100: 210–229.
- Barclay, R. M. R., Barclay, L. E. & Jacobs, D. S.** (2006) Deliberate insectivory by the fruit bat *Rousettus aegyptiacus*. *Acta Chiropterologica*, 8(2):549-553.
- Barlow, K. E. & Jones, G.** (1997a). Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. *Anim. Behav.* 53: 991–999.
- Barnard, S. M.** (ed.) (2009). Bats in captivity. Volume 2: Aspects of Rehabilitation. *Washington D.C.: Logos Press.*
- Bateman, G. C. & Vaughan, T. A.** (1974). Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, Vol. 55, No. 1, pp. 45-65.
- Bernard, R. T. F. & Cumming, G. S.** (1997) African Bats: Evolution of Reproductive Patterns and Delays. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 72, No. 3, pp. 253-274.
- Bhatnagar, K. P., Wible, J. R. & Karim, K. B.** (1996). Development of the vomeronasal organ in *Rousettus leschenaulti* (Megachiroptera, Pteropodidae). *J. Anal.*, 188, pp. 129-135.
- Bloss, J.** (1999). Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta Chiropterologica* 1: 31-45.
- Buckland-Wright, J. C. & Pye, J. D.** (1973). Dietary deficiency in fruit bats. *International Zoo Yearbook* Vol. 13, Issue 1, 271-277.
- Chaverri, G. & Kunz, T. H.** (2006). Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica* 38(1): 77–84.
- Clutton-Brock, T. H.** (1989). Mammalian Mating Systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 236, No.1285, pp. 339-372.

- Courts, S. E.** (1998). Dietary strategies of Old World Fruit Bats (Megachiroptera, Pteropodidae): how do they obtain sufficient protein? *Mammal Society, Mammal Review*, 28, 185–194.
- Davis, W. H., & Barbour, R. W.** (1965). Use of vision in flight by bat *Myotis sodalis*. *American Midland Naturalist*, 74(2), 497-499.
- de Fanis, E. & Jones, G.** (1995). Post-natal growth, mother-infant interactions and development of vocalizations in the vespertilionid bat *Plecotus auritus*. *Journal of Zoology*, 235: 85–97.
- Dechmann, D. K. N. & Safi, K.** (2005). Studying communication in bats. *Cognition, Brain, Behavior, Vol. IX(3)*, 479-496.
- Eklöf, J.** (2003). Vision in echolocating bats. *Unpublished Dissertation, University of Göteborg, Göteborg*.
- Eklöf, J., Svensson, A. M. & Rydell, J.** (2002). Northern bats, *Eptesicus nilssonii*, use vision but not flutter-detection when searching for prey in clutter. *Oikos*, 99(2), 347-351.
- Erkert, H. G.** (1982) Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp. 201-242, in *Ecology of bats (T.H. KUNZ, ed.)*. Plenum Press, New York, 455 pp.
- Fenton, M. B.** (1985). Communication in the Chiroptera. *Bloomington: Indiana University Press*.
- Fenton, M. B., Belwood, J. J., Fullard, J. H. & Kunz, T. H.** (1976). Response of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) to calls of conspecifics and to other sounds. *Canadian Journal of Zoology*, 54:(9) 1443-1448.
- Foster, M. S.** (1992). Tent Roosts of Macconnell's Bat (*Vampyressa macconnelli*). *Biotropica*, Vol. 24, No. 3, pp. 447-454.
- \*Gould, E.** (1988). Wing-clapping sounds of *Eonycteris spelaea* (Pteropodidae) in Malaysia. *Journal of Mammalogy*, 69,378–379.
- Gustin, M. K. & McCracken, G. F.** (1987). Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Anim. Behav.* 35: 13–19.
- Hadjisterkotis, E.** (2006). The destruction and conservation of the Egyptian Fruit bat *Rousettus aegyptiacus* in Cyprus: a historic review. *European Journal of Wildlife Research*, Vol. 52, No. 4., pp. 282-287.
- Herrera, L. G., Hobson, K. A., Mirón, L., Ramírez, N., Mendéz, G. & Sánchez-Cordero, V.** (2001). Sources of Protein in Two Species of Phytophagous Bats in a Seasonal Dry Forest: Evidence from Stable-Isotope Analysis. *Journal of Mammalogy*, Vol. 82, No. 2, 352-361.

- Herzig-Straschil, B. & Robinson, G. A.** (1978). On the ecology of the fruit bat, *Rousettus aegyptiacus leachi* (A. Smith, 1829) in the Tsitsikama Coastal National Park. *Koedoe* 21: 101–110.
- Hodgkison, R., Balding S. T., Zubaid, A. & Kunz, T. H.** (2003a). Roosting ecology and social organization of the spotted-winged fruit bat, *Balionycteris maculata* (Chiroptera: Pteropodidae), in a Malaysian lowland dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:667–676.
- Holland, R. A., Waters, D. A. & Rayner, J. M.** (2004) Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy 1810. *J Exp Biol* 207:4361–4369.
- Horáček, I.** (1986). Létající savci. Praha, Academia nakladatelství ČSAV.
- Izhaki, I., Korine, C. & Arad, Z.** (1995). The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in east Mediterranean habitats. *Oecologia* 101: 335–342.
- Jahelková, H. & Vašíčková, P.** (2010) Social calls and behaviour of *Rousettus aegyptiacus* – first results. 15th IBRC Prague, 2010: 182.
- Jones, G. & Teeling, E. C.** (2006). The evolution of echolocation in bats. *TRENDS in Ecology and Evolution* Vol.21 No.3.
- Juste, B. J., Álvarez, Y., Tabarés, E., Garrido-Pertierra, A., Ibanez, C. & Bautista, J. M.** (1999). Phylogeography of African Fruitbats (Megachiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* Vol. 13, No. 3.
- Karataş, A., Yiğit, N., Çolak, E. & Kankiliç, T.** (2003). Contribution to *Rousettus aegyptiacus* (Mammalia: Chiroptera) from Turkey. *Folia Zool.* – 52(2): 137–142.
- Korine, C., Izhaki, I. & Arad, Z.** (1998). Comparison of fruit syndromes between the Egyptian fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*) and birds in East Mediterranean habitats. *Acta Oecologica* 19 (2), 147–153.
- Korine, C., Izhaki, I. & Arad, Z.** (1999). Is the Egyptian fruit-bat *Rousettus aegyptiacus* a pest in Israel? An analysis of the bat's diet and implications for its conservation. *Biological Conservation* 88, 301–306.
- Korine, C., Izhaki, I. & Makin, D.** (1994). Population structure and emergence order of the fruit-bat *Rousettus aegyptiacus*. *Journal of Zoology (London)* 232, pp. 163–174.
- Kulzer, E.** (1960) Physiologische und morphologische Untersuchungen über die Erzeugung der Orientierungslaute von Flughunden der Gattung *Rousettus*. *Z. Vergl. Physiol.* 43, 268–321.
- Kulzer, E.** (1958). Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus*. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 47: 374–402.

- Kunz, T. H. & McCracken, G. F.** (1996). Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12:121-137.
- Kunz, T. H. & Ingalls, K. A.** (1994) Folivory in Bats: An Adaptation Derived from Frugivory. *Functional Ecology*, Vol. 8, No. 5, pp. 665-668.
- Kwiecinski, G. G. & Griffiths, T. A.** (1999). *Rousettus egyptiacus*. *Mammalian Species*, 611: 1-9.
- \*Madkour, G. A., Hammouda, E. M. & Ibrahim, I. G.** (1983) Histomorfology of the male genitalia of two common Egyptian bats. *Annals of Zoology*, 20:1-24.
- Marešová, T.** (2009). Phylogeographic trends within the family Pteropodidae. Bakalářská práce PřF UK, Praha.
- Marshall, A. G.** (1983). Bats, flowers and fruit: evolutionary relationships in the Old World. *Biological Journal of the Linnean Society* 20 (115-135).
- McFarlane, D. A. & Lundberg, J.** (2009) A note on the thermal ecology and foraging behaviour of the Egyptian fruit bat, *Rousettus aegyptiacus*, at Mt. Elgon, Kenya. *Afr. J. Ecol.*, 48, 816–818.
- Murphy, C. J., Howland, H. C., Kwiecinski, G. G., Kern, T. J. & Kallen, F. C.** (1982) Visual Accommodation in the Flying Fox, *Pteropus giganteus*. *Anat. Rec.* 202:105A.
- \*Nelson, J. E.** (1964). Vocal communication in Australian flying foxes (Pteropodidae; Megachiroptera). *Z. Tierpsychol.*, 21:857-870.
- Nelson, J. E.** (1965). Behaviour of Australian pteropodidae (Megacheroptera). *Animal Behaviour*, Volume 13, Issue 4, Pages 544-557.
- Novacek, M. J.** (1992) Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature* 356, 121–125.
- Nowak, R. W.** (1999). Walker's Mammals of the World. 6th edition.
- Okia, N.** (1987). Reproductive Cycles of East African Bats. *Journal of Mammalogy*, 68: 138-141.
- Ollivier, F. J., Samuelson, D. A., Brooks, D. E., Lewis, P. A., Kallberg, M. E. & Komaromy, A. M.** (2004). Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected vertebrates). *Vet Ophthalmol* 7(1):11-22.
- Pettigrew, J. D.** (1986). Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science*, Vol. 231, No. 4743, pp. 1304-1306.
- Pfalzer, G. & Kusch, J.** (2003). Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *J. Zool., Lond.*, 261, 21–33.
- Pumo, D. E., Finamore, P. S., Franek, W. R., Phillips, C. J., Tarzami, S. & Balzarano, D.** (1998). Complete Mitochondrial Genome of a Neotropical Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*,

and a New Hypothesis of the Relationships of Bats to Other Eutherian Mammals. *J Mol Evol* (1998) 47:709–717.

**\*Quay, W. B.** (1970). Integument and derivatives. Pp. 1-56, in *Biology of bats* (W. A. Wimsatt, ed.), Academic Press, New York.

**Roberts, L. H.** (1975). Confirmation of the Echolocation Pulse Production Mechanism of *Rousettus*. *Journal of Mammalogy*, Vol. 56, No. 1, pp. 218-220.

**Rowell, T. E. & Mitchell, B. J.** (1991). Comparison of Seed Dispersal by Guenons in Kenya and Capuchins in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 7, No. 2, 269-274.

**Russ, J. M., Racey, P. A. & Jones, G.** (1998). Intraspecific responses to distress calls of the pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Anim. Behav.* 55: 705–713.

**Schnitzler, H-U., Moss, C. F. & Denzinger, A.** (2003) From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends Ecol. Evol.* 18, 386–394.

**Serra-Cobo, J., Lopez-Roig, M., Marques-Bonet, T. & Lahuerta, E.** (2000). Rivers as possible landmarks in the orientation flight of *Miniopterus schreibersii*. *Acta Theriologica*, 45(3), 347-352.

**\*Smith, J. D. & Madkour, G.** (1980). Penile morphology and the question of chiropteran phylogeny. *Proc Fifth Int Bat Res Conf* 5:347–365.

**Storz, J. F., Bhat, H. R. & Kunz, T. H.** (2000). Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx*. *J. Zool. London*, 251, 151–165.

**Storz, J. F. & Kunz, T. H.** (1999). *Cynopterus sphinx*. *Mamm. Species* 613: 1±8.

**Tan, K. H., Zubaid, A. & Kunz, T. H.** (1997). Tent construction and social organization in *Cynopterus brachyotis* (Muller) (Chiroptera: Pteropodidae) in Peninsular Malaysia. *Journal of Natural History*, 31: 1605–1621.

**Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P. J. J., O'Brien, S. J. & Murphy, W. J.** (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307:580–584.

**Thomas, D. W.** (1984). Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*, 57(4):457-467.

**Thomas, D. W., Fenton, M. B. & Barclay, R. M. R.** (1979) "Social Behavior of the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus*: I. Mating Behavior", "*Behavioral Ecology and Sociobiology*", 6(2): 129-136.

**Tuttle, M. D.** (1976). Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors influencing growth and survival of newly volant young. *Ecology*, Vol. 57, No. 3, pp. 587-595.

- van der Westhuyzen, J.** (1976). The feeding pattern of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* in captivity. *South African Journal of Medical Sciences*, 41(4):271-8.
- Voigt, C. C. & von Helversen, O.** (1999). Storage and display of odour by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera, Emballonuridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(1-2), 29-40.
- Watkins, L. C. & Shump, K. A. Jr.** (1981). Behavior of the evening bat *Nycticeius humeralis* at a nursery roost. *Am. Midl. Nat.*, 105:258–268.
- Wickler, W. & Seibt, U.** (1976). Field studies on the African fruit bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall), with special reference to male calling. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 40: 345-376.
- Willig, M. R., Camilo, G. R. & Noble, S. J.** (1993). Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic Cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy* 74:117-128.
- Yovel, Y., Geva-Sagiv, M. & Ulanovsky, N.** (2011) Click-based echolocation in bats: not so primitive after all. *J Comp Physiol A* (2011) 197:515–530.